Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Versuch einer Erklärung für den Schichtenwechsel in Perlen. Eine zellphysiologische Betrachtung

Von

Karl Grobben (Wien)

w. M. d. Akad. d. Wiss.

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. November 1925)

Untersuchungen über den Bau des Hautepithels und der von demselben gebildeten Kutikula von *Potamobius astacus (Astacus fluviatilis)* und die sich dabei aufdrängende Frage der regelmäßigen Erneuerung der Kutikula mit gesetzmäßiger Folge ihrer Schichten führten mich auf die Frage, wieso es kommt, daß im Aufbau der Perlen bei Lamellibranchiaten (zunächst der sogenannten Perlmuscheln) zuweilen, wenn auch seltener, die verschiedenen Schichten in Wiederholung auftreten. Wir finden Periostracumschichte (Epidermis), Prismen- oder Säulenschichte und Perlmutterschichte, manchmal die sogenannte helle Schichte (das Hypostracum), und zwar im normalen Falle um einen Kern verschiedener Herkunft Periostracum- und Prismenschichte in abwechselnden Lagen, sodann außen mehrere Perlmutterlagen, im Aufbau der Perle beteiligt, zuweilen aber, wie erwähnt, in wiederholter Folge vor.

Es muß jedoch gleich hier zugefügt werden, daß es Perlen gibt, die nur aus abwechselnden Lagen von Periostracum- und Prismenschichten oder bloß von Periostracum- und Perlmutterschichten bestehen, bei denen aber in manchen Fällen die Prismenschichten und Perlmutterschichten derart gegen die nur in Spuren auftretenden Periostracumschichten überwiegen, daß die Perlen fast ausschließlich aus Prismenschichten, beziehungsweise Perlmutterschichten sich aufbauen. Endlich gibt es Perlen, die nur aus Periostracumsubstanz oder Perlmuttersubstanz oder bloß aus der sogenannten hellen Schichte bestehen; doch ist auch in letzteren Fällen meist ein Kern von Periostracumsubstanz vorhanden. Nach den eingehenden Untersuchungen von Alverdes gibt es jedoch auch Perlen ohne Periostracumkern, die durchwegs aus Perlmuttersubstanz bestehen oder bei denen das Zentrum aus Perlmutterschichte oder heller Schichte besteht, auf die dann aber die übrigen Schichten folgen.

Bemerkt möge hier werden, daß die Untersuchungen bisher vornehmlich an Perlen von *Unioniden* gemacht sind.

Der Aufbau der Perlen aus den verschiedenen Schichten hat über das Zustandekommen dieser Verhältnisse zu verschiedenen Ansichten geführt.

Von der normalen Abscheidung der Schale ausgehend, bei der die Periostracumschichte vom Mantelsaume, die Prismenschichte von dem dem Saume zunächst liegenden Mantelteile und die Perlmutterschichte von der übrigen Manteloberfläche geliefert wird,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gelangte Möbius zu folgender Anschauung über die Bildung der verschiedenen Schichten der Perle: »Da die Perle in ihrem Bau mit der Schale übereinstimmt, so muß sie, wie diese, ihren Stoff vom Mantel empfangen. Vom Saume erhält sie die Epidermisschicht, von dem an diesen grenzenden Teil die Säulenschicht und von der inneren Mantelplatte die Perlmutterschicht, wie die Perlen in Fig. 1. Wird eine ursprünglich im Saume angelegte Perle durch die Mantelbewegungen oder andere Ursachen in die säulen- und dann in die perlmutterabsondernde Abteilung geschafft, so erhält sie nacheinander alle drei Schichten (Fig. 3), bleibt sie hingegen an ihrer primären Bildungstätte, so besteht sie nur aus einem Schichtensystem (Fig. 4). Die Perle, nach deren Durchschnitt Fig. 10[1] gezeichnet ist, muß demnach aus der innersten Mantelabteilung in den Saum und aus diesem durch den säulenbildenden Teil wieder nach innen gewandert sein.«

Dieser Ansicht hat sich Pagenstecher angeschlossen. »Die Analogie der Schalenbildung spricht durchaus für die Ansicht, auch von Möbius ausgesprochen, das die Absonderung der betreffenden Stoffe an die bestimmten Örtlichkeiten gebunden sei. Der Bau der Perle ist dann ihr Wanderbuch.«

Dagegen hält v. Heßling, der zuerst die Entstehung der Perlen in Säckchen beobachtete, eine größere Ortsveränderung der Perle für wenig wahrscheinlich. »Vielmehr bezieht sich die Ortsveränderung der Perle auf ihre allernächste Umgebung, wenn sie von der Grenze der einen absondernden Gegend in die andere übertritt, so z. B. von derjenigen, welche Perlmutter- in diejenige, welche Epidermis-Säulenschichten ausscheidet und umgekehrt.«

Daß eine solche Wanderung der Perle nicht stattfindet, ergaben die späteren Untersuchungen (Boutan, Rubbel), die zeigten, daß die Perlen in geschlossenen Säckchen des äußeren Mantelepithels entstehen, was zur Zeit von Möbius und Pagenstecher nicht bekannt gewesen ist.

Für die Beurteilung der Frage nach dem etwaigen Grund des Schichtenwechsels in dem Aufbau der Perlen sind die Beobachtungen von Moynier de Villepoix, Rubbel, Raßbach und van Deinse über die Schalenregeneration bei *Unio* und *Anodonta* von Wichtigkeit. Aus diesen Beobachtungen hat sich ergeben, daß die Periostracumsubstanz und Prismenschichte wohl von dem Epithel der Mantelrandfalte, beziehungsweise dem sich anschließenden Teil des äußeren Mantelepithels geliefert wird, daß aber auch das gesamte Außenepithel des Mantels imstande ist, Periostracum zu bilden, daß überdies in besonderen Fällen das gesamte äußere Mantelepithel befähigt ist, ebenso Prismenschichte zu erzeugen, nachdem die Bildung einer organischen Grundlage in Form von Periostracum-

[1] Diese Figur zeigt einen Teil des Schliffes durch eine Süßwasserperle, in dem auf eine innere Perlmutterschichte eine Epidermis-, dann Säulen- und endlich abermals eine Perlmutterschichte folgt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

substanz vorausgegangen ist. »Bei allen Schalenregeneraten finden sich stets die normalen Bestandteile der entsprechenden Stellen der Schale vor, und zwar werden die verschiedenen Schalenschichten Periostracum, Prismenschicht, Perlmutterschicht, beziehungsweise helle Schicht oder inneres Ligamentband, alle nacheinander von dem anliegenden Epithel der verletzten Stelle gebildet, infolge der Fähigkeit, je nach Bedarf, verschiedene Schalenschichten zu produzieren« (Raßbach a. a. O., p. 446). Das äußere Mantelepithel besitzt somit Fähigkeiten, die nur unter bestimmten Umständen hervortreten.

Daß das ganze Außenepithel des Mantels imstande ist, verschiedene Schalenschichten zu erzeugen, hat bereits Tullberg (a. a. O., p. 35) erkannt. Worauf aber aus den Ergebnissen der Untersuchungen über Schalenregeneration hier von mir besonderes Gewicht gelegt wird, ist die Tatsache, daß die Schalenschichten an Regeneraten in gleicher Folge gebildet werden wie die Schale bei ihrem normalen Wachstum. Während das Außenepithel des Mantels mit Ausnahme der Region des Mantelrandes sonst nur Perlmuttersubstanz liefert, wird von diesen Stellen nach Entfernung von Schalenstücken, durch welchen Eingriff eine offenbare Störung in der normalen Weiterfunktion des betreffenden äußeren Mantelepithelabschnittes erfolgt, nun Periostracum, sodann Prismenschichte und erst schließlich wieder Perlmutterschichte gebildet.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich der Schluß, daß bei Störungen die äußeren Mantelepithelzellen ihre Tätigkeit von Anfang an einsetzen und in gesetzmäßiger Reihenfolge die verschiedenen Produkte liefern, woraus weiter folgt, daß diese Epithelzellen ihren funktionellen Charakter ändern. Es entspricht dies dem Verhalten des Hautepithels bei den Arthropoden mit Eintritt jeder Häutung.

Schon die Anlage des Perlsackes, die mit einer Abhebung einer Zellgruppe des äußeren Mantelepithels beginnt, bedingt eine Störung in der Tätigkeit des zum Perlsack später eingestülpten Teiles des äußeren Mantelepithels.

Damit wird sich auch die Frage nach der Ursache des Abwechselns der Schichten bei Perlen beantworten lassen. Wie das äußere Mantelepithel, ist desgleichen der Perlsack imstande, die verschiedenen Schalenschichten auch abwechselnd zu bilden, was bereits Rubbel ausgesprochen hat.

Die bei Arthropoden bestehenden Verhältnisse geben hierbei eine Stütze. Bei ihnen ist es wohl der Druck, den die alte zu eng gewordene Kutikula auf das wachsende Epithel der Haut ausübt, der zu einer Störung der Funktion und schließlich zur Ablösung des Hautepithels von der Kutikula (zur Häutung) führt. Dieser Druck ist die Folge des Wachsens und der mitotischen Teilungen der Hypodermiszellen, die nach einem Zeitabschnitt lebhafter Funktion bei der Bildung der Kutikula in einen Zustand der Ruhe treten und eine Regeneration erfahren, mit der mitotische Teilungen einhergehen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es liegt die Annahme nahe, auf die bereits mehrfach (vergl. z. B. Korschelt, Goette) hingewiesen wurde, daß die Zellen bei Regenerationsvorgängen und wohl auch bei der mitotischen Teilung eine Entdifferenzierung, eine Verjüngung, mindestens aber eine Unterbrechung ihrer Funktion erfahren. Diesbezüglich sei auf eine auch die frühere Literatur anführende Abhandlung von K. Peter verwiesen, in welcher der Verfasser auf Grund von Versuchen mit Pilocarpininjektion in Drüsen zu den Ergebnissen gelangt, daß erhöhte Funktion ein Hindernis für den Eintritt in die Mitose bildet, während verringerte Funktion die Teilung anregt, daß eine Zelle, die sich mitotisch teilt, nicht arbeitet, Mitose und Funktion einander ausschließen.

Bei der Häutung der Arthropoden ist noch ein erhöhter Druck des Blutes von innen mit wirksam.

Diese Ursachen werden auch beim Perlsack in Rücksicht zu ziehen sein. Man wird annehmen können, daß bei einem raschen Anwachsen der Perle ein größerer Druck auf die Wand des Perlsackes entsteht, der zu einer Störung, beziehungsweise zu einem Stillstand der augenblicklichen Funktion des Perlsackepithels führt. Auch kann sich das Perlsackepithel bei rasch erfolgender Sekretion erschöpfen. So deutet mit Recht Rubbel die Perlsäcke mit sehr dünnem Epithel, »dessen Secernierung vorläufig beendet ist und das im Begriff steht, sich zu regenerieren». In solchem Falle tritt somit eine Unterbrechung der Funktion des Perlsackepithels ein.

Nach den bei der Regeneration von Schalenstücken gemachten Erfahrungen fängt das Außenepithel des Mantels bei solchen Störungen gleichsam von vorne an, also mit der Abscheidung von Periostracum und geht dann erst zur Bildung der übrigen Schalensubstanzen über. Und gleiches trifft wohl für das vom Außenepithel des Mantels stammende Perlsackepithel in entsprechend der Größe der Störung verschiedenem Maße zu.

An einen solchen Druck denkt Boutan (3a, p. 22—23 und p. 76—77), der die Meinung ausspricht, daß das Epithel des Perlsackes, wenngleich es ein Abkömmling des äußeren Mantelepithels ist, von letzterem sich dadurch unterscheidet, daß es sich unter anormalen Bedingungen befindet. Der Perlkern als Fremdkörper und die wachsende Perle verursachen sozusagen eine chronische Entzündung (inflammation chronique) des Perlsackepithels. Als Stütze dafür verweist Boutan zunächst auf die bedeutende Höhe dieses Epithels, und weiter darauf, daß das Mantelepithel unter gleiche Bedingungen wie das Perlsackepithel gebracht, seine Abscheidung ändert; Boutan hat dabei Vorgänge am Mantelepithel nach Eingriffen durch Verletzung der Schale und Einführung von Fremdkörpern im Auge.

Außer dem Druck, den die wachsende Perle ausübt, wird aber meiner Ansicht nach die Vergrößerung des Perlsackepithels durch Wachstum infolge Teilung der Zellen in Betracht zu ziehen sein, welche auch für sich allein die Ursache für einen Schichten-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wechsel in der Perlbildung bilden kann. Bei mitotischer Teilung der Zellen des Perlsackepithels wird eine Unterbrechung ihrer Funktion anzunehmen sein. Nach Beendigung der Teilung setzt die sekretorische Tätigkeit des Perlsackepithels wieder mit der Anfangsfunktion ein.

Nicht in letzter Linie ist, worauf v. Heßling hingewiesen hat, der Wechsel der Lebensverhältnisse des Muscheltieres während des Jahres in Rücksicht zu ziehen. Er ist vielleicht als Grundursache für den Wechsel in der Leistung und die verschiedene Energie im Wachstum der Zellen zufolge wechselnder Ernährungszustände anzusehen. Vor allem kann das Abwechseln derselben Schichtlagen in Perlen, vergleichbar den periodisch sich entwickelnden Anwachsstreifen der Schale, auf diesen Einfluß zurückzuführen sein. So bringt auch v. Hessling den Schichtenwechsel bei dem Perlenwachstum mit den Wachstumsverhältnissen der Schale in gewisse Beziehung.

Von Rubbel, Alverdes wurde ferner darauf hingewiesen, daß der Perlsack befähigt ist, in seinen einzelnen Teilen zu gleicher Zeit verschiedene Schichtarten zu produzieren. In diesen Fällen wäre eine Störung der augenblicklichen Epithelfunktion nur auf eine Strecke des Perlsackes beschränkt, was vollständig verständlich erscheint. Es möge dabei auf die bereits von Möbius (p. 71) gemachte Angabe verwiesen werden, »daß die Perle nicht durch ganze Kugelschalen, sondern durch Auflagerung kleiner Abteilungen wächst«.

Ebenso beobachtete schon Pagenstecher, daß die Schichten in der Perle nicht gleichmäßig abgelagert sind, desgleichen Carl.

Solche lokale Störungen im äußeren Mantelepithel können es auch nur sein, die an der äußerlich unverletzten Schale in einer gewissen Ausdehnung die Bildung einer eingeschalteten Periostracumlamelle hervorrufen, der sodann die Ablagerung der übrigen Schalenschichten folgt, wodurch die Entstehung der sogenannten Ölflecken an der Schale von *Unioniden* bedingt wird. Auf eine funktionelle Störung ist es ferner zurückzuführen, daß bei Entfernung von Schalenstücken behufs Untersuchung der Schalenregeneration auch die der entblößten Mantelstelle benachbarten Teile des äußeren Mantelepithels Periostracumsubstanz und die folgenden Schalenschichten bilden, woraus hervorgeht, daß auch diese benachbarten Teile des äußeren Mantelepithels affiziert sind.

Carl war einer richtigen physiologischen Vorstellung zur Erklärung des Schichtenwechsels in der Perle sehr nahe, indem er bemerkt, »daß das diese Perle hervorbringende Epithel, da es eben nur aus einer einzigen Zellage besteht, auch drei verschiedene biologische Funktionen besäße, die aufeinanderfolgend dann in die Erscheinung treten, wenn eine neue Schicht abgesondert wird. Oder anders ausgedrückt: das was von den drei Epithelbezirken des Mantels gleichzeitig, doch räumlich getrennt, hervorgebracht wird

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(d. i. die Schale), entsteht bei der Perle auf dem gleichen Weg in drei zeitlich hintereinander gelegenen Perioden.«

Doch lehnt Carl diese sich ihm aufdrängende Vorstellung ab. Er »hält es schwer zu glauben, daß die beschriebene dreifache Schichtenfolge der Perle immer demselben einfachen Kranz von Epithelzellen ihren Ursprung verdanke. Es ist in der Tat nicht recht einzusehen, warum diese Elementarorganismen nach Absonderung des Periostrakums plötzlich mit der Produktion der Säulenschicht beginnen sollten um dann später, anscheinend ebenso unmotiviert, die Perlbildung durch Anlagerung der Perlmutterschicht zu beschließen«.

Carl fügt weiter hinzu: »Es ließe sich ja allerdings vorstellen, daß die namentlich von Boutan beschriebene Einstülpung des Epithels zuerst nur diejenigen Zellen betrifft, welche die äußerste Schicht der Schale absondern. Wenn dann die Perle größer wird, so könnten ja bei weiterer Ausdehnung des Sackes auch Zellen des die Prismenschicht absondernden Mantelteiles in jenen hineingeraten und schließlich auf demselben Weg Perlmutterschichten produzierende Zellen.«

Auch nach der Ansicht von R. Dubois ist nicht daran zu denken, daß die Abscheidung aller Teile der Perle durch dasselbe Epithel erfolge, welches das Conchiolin liefert. Dubois glaubt, daß der Kalk durch zwischen die Epithelzellen aus dem Bindegewebe eingedrungene Wanderzellen abgeschieden werde.

Nach den neueren Erfahrungen kann aber wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß die verschiedenen Schichten der Perle von demselben Epithel geliefert werden, welches somit seinen funktionellen Charakter ändert. Dies zeigen die Perlen, in denen die gleichen Schichten wie in der Schale sich finden und auch wiederholt in der Perle abwechseln können. In der Regel beginnt die Perle zunächst mit einem Periostracumkern, wenn nicht ein anderes Sekretkorn oder ein Fremdkörper den Anstoß zur Perlbildung geben.

Wenn es nun Perlen, gleichwohl selten, gibt, die nur aus wiederholten Lagen von Periostracum bestehen, so handelt es sich um solche, die aus der äußeren Mantelfalte stammen, wo das Epithel in der Norm diese Art Kutikularsubstanz erzeugt; Perlen, die fast nur aus wiederholten Lagen von Prismenschichten sich aufbauen, nehmen aus dem dem Mantelsaume zunächst liegenden Mantelteile ihren Ursprung und Perlen aus heller Schichte an den Muskelansatzstellen, wie ja der Sitz der Perle die besondere Zusammensetzung in solchen Fällen bedingt, worauf bereits Rubbel hingewiesen hat. Doch geht aus den Erfahrungen von Rubbel hervor, »daß dies nicht immer der Fall ist und daß auch solche Perlsäcke wohl befähigt sind, mehrere Schichtarten zu produzieren«.

Für Perlen, die von dem übrigen Mantelepithel gebildet werden, welches in der Norm die Perlmutterschichte abscheidet, und die fast nur aus Perlmutterlagen bestehen können, und für Perlen mit dem normalen Aufbau aus den drei Schalenschichten in einfacher

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Anordnung muß gleichwie bei Perlen, die fast bloß aus wiederholten Lagen von Prismenschichte oder Periostracumschichte sich aufbauen, eine ruhige, nur durch geringe Störungen unterbrochene Entwicklung angenommen werden; dagegen weist eine Wiederholung der verschiedenen Schichten, d. h. das abermalige Auftreten einer Periostracum-, Prismen- und Perlmutterschichte über einer älteren inneren Perlmutterschichte, auf eine größere Entwicklungsstörung hin, die jenen Störungen im Aufbau der Schale zu vergleichen ist, welche zur Entstehung der sogenannten Ölflecken und bei Schalenverletzungen zu Regeneraten führen.

Der Aufbau der Perle ist somit sehr mannigfaltig; er ist abhängig von der Örtlichkeit am Mantel, an der die Perle entsteht, und abhängig von den Störungen während der Entwicklung der Perle.

Der Ansicht, daß die Schichten der Perle immer in gesetzmäßiger Reihenfolge gebildet werden, widerspricht scheinbar die Tatsache, daß im Aufbau der Perle häufig auf die Periostracumschichte nicht die Säulenschichte, sondern sogleich anschließend Perlmutterschichten folgen. Dagegen ist zu bemerken, daß Periostracum- und Säulenschichte genetisch enger zusammengehören, die Säulen(Prismen)schichte auch als Teil der Periostracumschichte aufgefaßt wird; v. Heßling (l. c. p. 261) bezeichnet beide zusammenfassend auch als »Epidermis-Säulenschichte«. Wenn somit auf Periostracumlagen sogleich Perlmutterschichte abgelagert wird, kann dies nur als ein Überspringen der Bildung einer besonderen Säulenschichte, als Abkürzung in der Entwicklung angesehen werden, die dadurch verständlicher wird, daß mit der rasch einsetzenden Bildung der Perlmutterschichte das äußere Mantelepithel des unter normalen Verhältnissen bloß Perlmutterschichte bildenden Mantelteiles in seine normale Funktion zurückkehrt. Was Perlen ohne Periostracumkern betrifft, so vollzieht sich die Anlage solcher Perlen, wie man annehmen muß, ohne funktionelle Störung des Perlsackepithels, beziehungsweise seiner Anlage, das seine ursprüngliche Tätigkeit fortsetzt. Spätere funktionelle Störungen des Perlsackepithels sind es offenbar, die bei Perlen mit Perlmutterkern oder bei Perlen mit Hypostracumkern und nachfolgender Auflagerung der übrigen Schichten die Bildung dieser letzteren verursachen.

Übrigens wäre noch näher zu untersuchen, ob in solchen Fällen, wo auf Periostracumschichte sogleich Perlmutterlagen zu folgen scheinen, nicht doch noch ein Ansatz der Prismenschichte dazwischenliegt, der aus dünnen Plättchen bestehen kann, die an Querschliffen kaum oder sehr schwer zu unterscheiden sind.

Daß das äußere Mantelepithel immer mit der Produktion von Periostracum beginnt, läßt sich auch von phylogenetischem Gesichtspunkte betrachten. Die erste Schalenanlage bei Muscheln ist ein organisches Häutchen, das dann bei Entstehung der übrigen Schalenschichten zum Periostracum wird.

Während bei den Muscheltieren das äußere Mantelepithel die die Schale aufbauenden Schichten in der bestimmten Reihenfolge

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nur im Bedarfsfalle, also bei eingetretenen Störungen neu bildet, ist die Erneuerung der oft recht kompliziert aufgebauten Kutikula bei Arthropoden ein periodisch sich wiederholender Vorgang, welcher durch das Wachstum des von seiner Kutikula vollständig eingeschlossenen Körpers bedingt ist, der sich ohne Wechsel der Schale nicht vergrößern kann.

Ein gutes Beispiel dafür, daß durch dasselbe Epithel die verschiedenen Schichten einer kompliziert aufgebauten Kutikula in bestimmter Reihenfolge geliefert werden, bietet der kutikulare Panzer des Flußkrebses, der dekapoden Krebse im allgemeinen. An dem aus zahlreichen Schichten aufgebauten Hautpanzer des Flußkrebses hat Bütschli fünf verschiedene Lagen unterschieden, eine Außenlage, eine Pigmentlage, eine Hauptlage, eine Innenlage und eine äußerste Grenzhaut. Dazu kommt aber noch, daß bei Eintritt der Häutung die Bildung einer schleimigen Schichte erfolgt, die zwischen der alten Kutikula und der sich neubildenden Kutikula liegt und die alte Kutikula zur Abhebung bringt. Diese schleimige Schichte ist schon von Réaumur, dann von Vitzou, Herrick, Pearson, bei verschiedenen Dekapoden, auch von mir beim Flußkrebs und bei *Cancer pagurus* beobachtet worden.

Ob diese Schleimschichte durch Verschleimung der untersten weichen Schichte der abzustoßenden Kutikula vielleicht infolge enzymatischer Einwirkung der Hypodermiszellen oder als besonderes Sekret der Hypodermiszellen entsteht, steht noch nicht fest. Möge das eine oder das andere zutreffen, jedenfalls ist die Schleimschichtbildung in einer funktionellen Änderung des Hypodermisepithels gelegen. Sie erscheint als Folge einer offenbar durch den Druck der alten Kutikula auf den wachsenden Körper hervorgerufenen Störung in der normalen Funktion der Hypodermiszellen, wobei aber auch die Funktionsstörung in den mitotisch sich teilenden Hypodermiszellen in Frage kommt, die danach mit der Bildung der neuen Kutikula in der bestimmten Reihenfolge ihrer Schichten wieder einsetzen.

Eine in kurzen Zeitabständen sich wiederholende Erneuerung, und zwar der kompliziertesten Kutikularbildung im Tierreiche liegt in der Bildung der Gehäuse der Appendicularien unter den Tunicaten vor. Diese Gehäuse, die eine verschieden hohe Komplikation zeigen, wurden von Lohmann eingehend untersucht. Insbesondere gehört das von Lohmann auch rücksichtlich seiner Entwicklung genau erforschte Gehäuse von *Oikopleura albicans* zu den kompliziertesten Bildungen.

Für diese Kutikularbildung der Appendicularien ist, worauf Lohmann (13, p. 219) besonders hinweist, charakteristisch, »daß sie ihre Funktion erst auszuüben vermag, nachdem sie sich von von der Matrix gelöst hat und Wasser zwischen sie und die Haut getreten ist. Erst nach dem Häutungsprozeß, der hier als Entfaltung der Anlage zum Gehäuse oder zur Blase auftritt, beginnt ihre Arbeitsleistung«.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Diese Gallertbildungen der Appendicularien sind nur kurze Zeit im Gebrauch. Sie werden verlassen und durch einen neugebildeten Apparat ersetzt. Ein Ersatz tritt wahrscheinlich sehr häufig ein. Die Sekretion und Entfaltung der Gehäuseanlage geht rasch vor sich, nach Lohmanns Beobachtungen bei *Oikopleura albicans* erstere in etwa 3 bis 4 Stunden, letztere in $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde.

Es kann nach Lohmann (12, p. 382) »kein Zweifel sein, daß die gesammte Gehäusesubstanz als cuticulare Ausscheidung anzusehen ist, deren Mutterzellen die Oikoplasten sind. Vor allem gilt das von der die Wände des Gehäuses bildenden Gallertmasse mit ihrem Fibrillenaufbau und den Grenzmembranen, Bändern und Schläuchen. Uns begegnet hier ein ganz ähnlicher Wechsel der von denselben Matrixzellen hintereinander gebildeten Abscheidungen, wie bei den dickeren Teilen des Chitinpanzers der Insekten oder dem Skelett der Krebse«.

Auch hier liegt wieder der Fall vor, daß die die Kutikularbildung ausscheidenden Epithelzellen immer wieder von vorn ihre Tätigkeit beginnen, so daß stets ein gleiches kutikulares Gebilde entsteht. Die Zeit der Entfaltung und Funktion des Gehäuses bildet die Pause in der Funktion der Epithelzellen (Oikoplasten).

Literaturverzeichnis.

1. Alverdes, F., Über Perlen und Perlbildung. Zeitschr. f. Zoologie, Bd. CV, 1913, p. 608—609.

2. Bütschli, O., Untersuchungen über Strukturen insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen. Leipzig, 1898.

3. Boutan, L., Les perles fines; leur origine réelle. Arch. Zool. expérim. et gén. 4. s. II. Bd., 1904.

3a. — Nouvelle étude sur les perles naturelles et sur les perles de culture. Annales d. scienc. natur. Zool. 10. série, Bd. VI, 1923, p. 22—23.

4. Carl, S., Die Flußperlmuschel (Margaritana margaritifera L.) und ihre Perlen. Verhandl. Naturwiss. Ver. Karlsruhe, 22. Bd., 1910, p. 166.

5. van Deinse, A. B., Regeneration of the shell of Unio and Anodonta. Zool. Anzeig., Bd. 39, 1912, p. 575.

6. Dubois, R., Sur le mécanisme sécrétoire producteur des perles. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. t. 138, 1904. p. 710—712.

7. Goette, A., Die Entwicklungsgeschichte der Tiere. Berlin und Leipzig, 1921, p. 229—230.

8. Herrick, F. H., Natural History of the American Lobster. Bull. of the Bureau of Fisheries, Vol. XXIX, 1909, Washington, 1911, p. 207.

9. v. Heßling, Th., Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig, 1859, p. 315—318.

10. Korschelt, E., Perlen. Altes und Neues über ihre Struktur, Herkunft und Verwertung. Fortschritte der naturwiss. Forschung. Herausgegeben von Prof. Dr. Emil Abderhalden. VII. Bd., Berlin, Wien, 1912.

11. — Lebensdauer, Altern und Tod. 2. Aufl., Jena, 1922, p. 177—178.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

12. Lohmann, H., Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und seine Entstehung. Schrift. d. Naturwiss. Vereins für Schleswig-Holstein, Bd. XI. Kiel, 1899.

13. — Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1909.

14. Möbius, K., Die echten Perlen, ein Beitrag zur Luxus-, Handels- und Naturgeschichte derselben. Hamburg, 1857, p. 75.

15. Moynier de Villepoix, R., Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 28. A., Paris, 1892.

16. Pagenstecher, H. A., Über Perlenbildung. Zeitschr. f. Zool., Bd. IX., 1858, p. 504.

17. Pearson, J., Liverpool Marine Biology Committee Memoirs. XVI. Cancer. London, 1908, p. 53.

17a. Peter, K., Über Zellteilungsprobleme. Klin. Wochenschr., III. Bd., 1924, p. 2177.

18. Raßbach, R., Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIII, 1912.

19. Réaumur, R., Additions aux observations sur la mue des écrevisses. Mém. Acad. Roy. des Sciences, Paris, 1718.

20. Rubbel, A., Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel. Zool. Anzeiger, 37. Bd., 1911.

21. — Die Entstehung der Perlen bei Margaritana margaritifera. Ebenda.

22. — Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur. Zool. Jahrb., XXXII. Bd., 1911.

23. Tullberg, T., Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. 19, Stockholm, 1882, p. 35.